ZOOLOGISCHE MEDEDELINGEN
UITGEGEVEN DOOR HET
RIJKSMUSEUM VAN NATUURLIJKE HISTORIE TE LEIDEN
(MINISTERIE VAN CULTUUR, RECREATIE EN MAATSCHAPPELIJK WERK)
Deel 43 no. 13 20 december 1968

ZUR SYSTEMATIK DER IN DIE GATTUNG TRISSEXODON PILSBRY (HELICIDAE, HELICODONTINAE) GERECHNETEN ARTEN

von

E. GITTENBERGER
Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden
Mit 1 Tafel und 7 Text-Figuren

In der Gattung *Trissexodon* Pilsbry gehören nach Pilsbry (1895: 288) und späteren Autoren die beiden rezenten Arten *T. constrictus* (Boubée) und *T. quadrasi* (Hidalgo). Wenz (1923: 457-458) wählte *T. constrictus* zur Typusart und stellte zugleich noch zwei fossile Arten, *T. subconstrictus* (Souverbie) und *T. plioauriculatus* (Sacco), in derselben Gattung.

Germain (1929: 205) hat darauffolgend *T. plioauriculatus* zur Typusart einer neuen Gattung *Protodrepanostoma* gemacht. In dieser Gattung rechnete er auch *P. planorbiformis* (Sacco), ebenfalls eine fossile Art. Zilch (1960: 694) betrachtete schliesslich *Protodrepanostoma* als jüngeres Synonym von *Trissexodon*.

Eine anatomische Untersuchung der beiden rezenten Arten hat ergeben, dass diese durchaus nicht nahe verwandt sind und in zwei verschiedenen Gattungen gehören. Es war darum notwendig für *T. quadrasi* eine neue Gattung zu errichten.

Für *Protodrepanostoma* folge ich die Auffassung Germain's was *P. plioauriculata* angeht. *P. planorbiformis* möchte ich, wie Wenz (1923: 455) lieber zu *Helicodonta* rechnen.

In Jugoslawien wurden vor mehreren Jahren in der Umgebung von Virpazar einige unbeschriebene Arten von Höhlenschnecken festgestellt, die in einigen Sammlungen unter *Trissexodon* eingeordnet wurden. Es handelt sich dabei um Vertreter der Pupillidae, Spelaeodiscinae, die in einer anderen Arbeit beschrieben werden.

Die Verwirrung um *Trissexodon* ist zurückzuführen auf die Überwertung eines einzigen Merkmales, nämlich der Besitz einer Parietallamelle, wodurch

die beiden Enden des Mundrandes verbunden werden. Eine solche Parietallamelle gibt es jedoch bei verschiedenen Gruppen von Schnecken, die nicht nahe verwandt sind. So z.B. bei der Untergattung *Ptychochloritis* Moellendorff der Gattung *Chloritis* Beck (Camaenidae), bei mehreren Gruppen der Polygyridae, bei *Sairostoma* Haas (Streptaxidae) und bei *Brazieria* Ancey s.s. (Trochomorphidae).

Helicidae, Helicodontinae

Trissexodon Pilsbry, 1895

Typus (Wenz, 1923): *Helix constricta* Boubée, 1836.

Trissexodon constrictus (Boubée)

(Schale, Tf. 1 Fig. 1; Genitalorgane, Text Fig. 1, 2, 4, 5)

Helix constricta N. Boubée, 1836, Echo du monde savant, 50: 220, cum fig. Locus typicus: Saint-Martin-d'Albéron (Basses Pyrénées).

Helix Pittorrii D. Dupuy, 1847, Hist. Moll. France, 1: 98.

Helix constricta. A. Moquin-Tandon, 1855, Hist. Nat. Moll. terr. fluv. France, atlas, Tf. 10 Fig. 23-25. Syntypus cf. Crosse (1865: 371), wird Lectotypus.

Schalenabbildungen: Moquin-Tandon, 1855: Tf. 10 Fig. 23-25 (Lectotypus). Zilch, 1960: 694, Fig. 2423.

Die Art lebt versteckt an feuchten Stellen, zwischen Steinen, Moos und Blättern im südwesten Frankreichs (dép. Basses Pyrénées und Hautes Pyrénées) und im äussersten nordwesten Spaniens.

Das untersuchte Material stammt von 2 Fundorten: 4,9 km nordwestlich von Dancharia, der Strasse entlang zwischen Holz und Moos, Basses Pyrénées, Frankreich; 3 Tiere, A. Janssen leg. und zwischen Bidarray und Louhossoa rechts der Strasse im Acacia Wald, Basses Pyrénées, Frankreich; 5 Tiere, K. A. G. de Jong leg.

Gehäuse oben stark gedrückt, mit wenig erhobenem Gewinde; unten mit einem Nabel, der etwa 1/7 der Gehäuse-Breite einnimmt. Es sind 5-6 eng gewundene, fein und regelmässig gerippte, unbehaarte Umgänge vorhanden. Der letzte Umgang ist nicht regelmässig gerundet (bei Vorderansicht), sondern im oberen Teil plötzlich stark zurückgebogen; die grösste Gehäuse-Breite liegt daher deutlich oberhalb der Mitte des Gehäuses. Die Mündung ist schmal mondförmig. Der Mundrand ist umgeschlagen und gelippt; die Enden sind von einer nicht sehr hoch aufstehenden Parietallamelle verbunden. Masse: H. ± 3,4 mm; D. ± 6,5 mm.

Der Bau der Genitalorgane von *T. constrictus* wurde zuerst von de Saint-Simon (1867: 98) ohne Abbildung kurz beschrieben: „On remarque, dans l'appareil reproducteur, l'absence du dard: les vésicules vermiformes sont remplacées par une espèce de talon glanduleux; le flagellum est rudimentaire, la poche copulatrice petite et non renflée au bout". Diese Angaben wurden

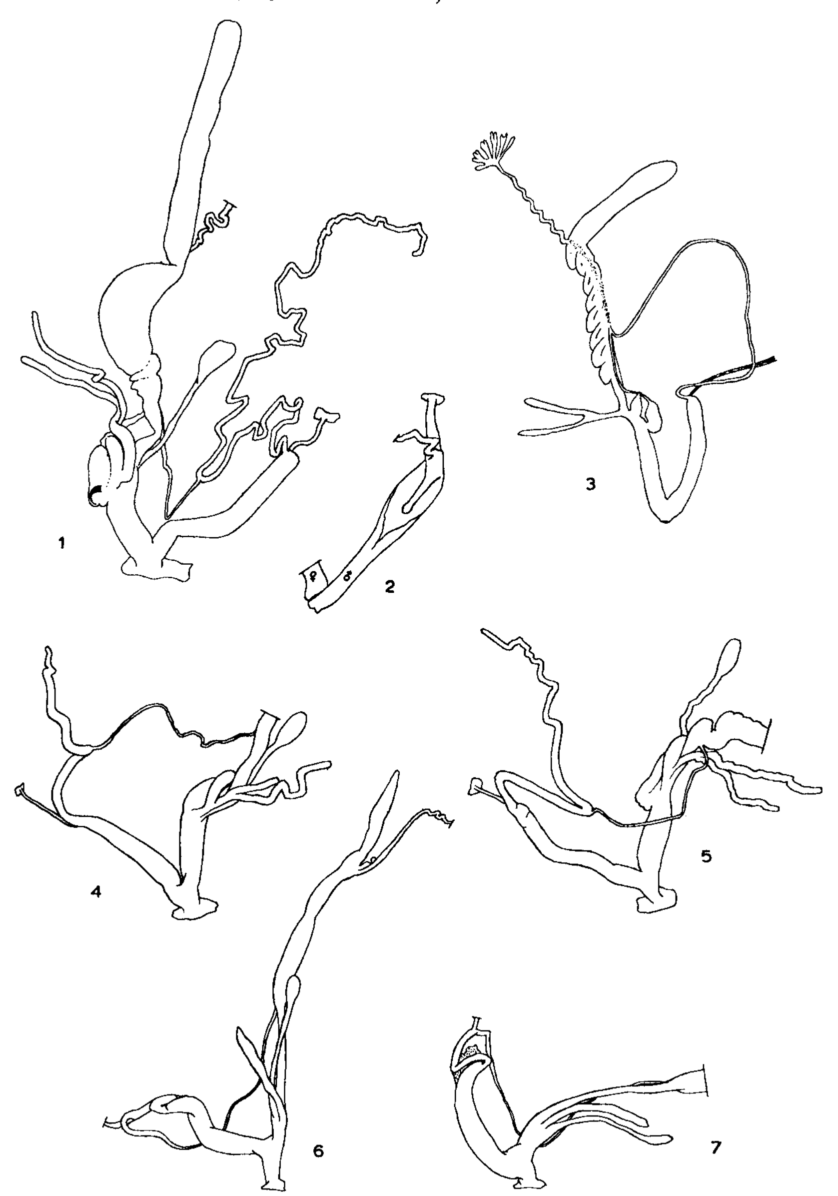


Fig. 1-5. *Trissexodon constrictus* (Boubée), Genitalapparat. 1, Exemplar von 4,9 km nordwestlich von Dancharia, der Strasse entlang zwischen Holz und Moos, Basses Pyrénées, Frankreich (A. Janssen leg.; Präp. 456c); 2, Ein Tier vom gleichen Fundort mit geöffnetem Penis (Präp. 456a); 3, nach Ortiz de Zarate (1943: 82, Fig. 10); 4, Exemplar von zwischen Bidarray und Louhossoa rechts der Strasse im Acacia Wald, Basses Pyrénées, Frankreich (K. A. G. de Jong leg.; Präp. 455b); 5, Ein Tier vom gleichen Fundort (Präp. 455c).

Fig. 6-7. *Atenia quadrasi* (Hidalgo), Genitalapparat. 6, Exemplar von Font Grossa, La Riba, Tarragona, Spanien (C. Altimira leg.; aus Slg. Aten; Präp. 457b); 7, Ein Tier vom gleichen Fundort (Präp. 457a). Die zitierten Präparate befinden sich in der Sammlung vom Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden.

von Germain (1929: 207) und Hesse (1931: 51) übernommen. Erst Ortiz de Zarate (1943) konnte wieder selber zwei Tiere anatomisch untersuchen. Er bemerkt dazu (1943: 81), dass ein Tier sich in das Gehäuse zurückgezogen hatte, wodurch eine vollständige Untersuchung nicht möglich war. Er hat also anscheinend die Gehäuse nicht beschädigen wollen und die Tiere herausgezogen, wobei mehr oder weniger grosse Teile des Weichkörpers in den Umgängen stecken geblieben sind.

Vom Herrn A. Janssen, sowie vom Herrn K. A. G. de Jong erhielt ich einige *T. constrictus* in Alkohol. Ein Gehäuse wurde geopfert um ein kompletes Präparat der Genitalorgane machen zu können. Die anderen Tiere wurden herausgezogen, wobei immer genau darauf geachtet wurde, wo die Organe abgebrochen waren.

Meine Ergebnisse stimmen durchaus nicht mit der Beschreibung von de Saint-Simon überein und auch die Angaben von Ortiz de Zarate erwiesen sich als nicht fehlerfrei. Wahrscheinlich hat Ortiz de Zarate das Genitalapparat beim Herausziehen der Tiere beschädigt.

Der rechte Ommatophorenretraktor verläuft zwischen Penis und Vagina.

Am oberen Teil der Vagina sind ein Pfeilsack, mit einem relativ kleinen, sehr stark gekrümmten Pfeil, ein Nebensack, sowie eine mehr oder weniger stark asymmetrisch gegabelte Glandula mucosa vorhanden. Man könnte das hier als „Nebensack" bezeichnete Organ auch zur Glandula mucosa rechnen. Der Blasenstiel des Receptaculum seminis ist schlank; am Ende ist eine deutliche Bursa vorhanden. Pfeilsack und Nebensack liegen eng zusammen und sind im oberen Teil durch ein Muskelband, der Pfeilsackmuskel, das etwa zur Stelle wo das Vas deferens anfängt verläuft, verbunden. Manchmal ist auch der untere ungegabelte Teil der Glandula mucosa mitverbunden. Der Uterushals ist etwas kürzer und schlanker als die Vagina. Das Atrium ist nur ganz kurz.

Der Penis ist etwas länger und dünner als die Vagina; im Innern ist bei der Einmündung des Epiphallus eine schlanke, am Ende leicht angeschwollene Papille (Fig. 2) vorhanden. Am Anfang ist der Epiphallus kurz gewunden; die Schlingen werden von einer Bindegewebehülle umgeben, an der der Retraktormuskel inseriert. Der Retraktormuskel verläuft zum Diaphragma. Der Epiphallus und das längere Flagellum bilden eine morphologische Einheit, deren Länge und gleichzeitig auch die Breite, sich sehr beträchtlich ändern kann im Zusammenhang mit einer mehr oder weniger starken Kontraktion dieses Organs. Dies ist aus der Form des Lumens ersichtlich: bei einem langen schlanken Flagellum (Fig. 1) ist das Lumen gestreckt, bei kurzem dickem Flagellum (Fig. 4) hingegen sehr stark gewunden.

Ortiz de Zarate (1943) hat das Flagellum und das Receptaculum seminis

übersehen. (Siehe Fig. 3). Der Pfeilsackmuskel hat er als „un conducto" zwischen Pfeilsack (er sieht darin die „talon glanduleux" von de Saint-Simon) und Vas deferens interpretiert.

Die Gattung *Mastigophallus* Hesse steht *Trissexodon* am nächsten. *M. rangianus* (Férussac) hat nach Hesse (1931: 51-52, Tf. 8 Fig. 66) ein langes etwas geschlängeltes Flagellum und auch Pfeilsack und Nebensack, sowie der Pfeil sind ähnlich wie bei *T. constrictus* entwickelt. Ob ein Pfeilsackmuskel vorhanden ist sollte untersucht werden.

Auch die monotypische Gattung *Oestophorella* Pfeffer sieht *Trissexodon* ähnlich. Nach Ortiz de Zarate (1943: 79, Fig. 9) sind bei *O. buvinieri* (Michaud) (nicht *buvignieri*!) Pfeilsack und Nebensack wie bei *Mastigophallus* und *Trissexodon* entwickelt. Auch hier sollte nachgeforscht werden ob ein Pfeilsackmuskel vorhanden ist. Der Pfeil ist etwas abweichend und das Flagellum ist nur kurz.

Schliesslich gehören zu den näheren Verwandten von *T. constrictus* auch die Vertreter der Gattung *Oestophora* Hesse. Auch hier ist ein grosser Pfeilsack mit einem relativ kleinen, stark gekrümmten Pfeil vorhanden, sowie ein Pfeilsackmuskel. Dieser Pfeilsackmuskel wird von Ortiz de Zarate (1962) in einer ausführlichen Behandlung der spanischen Arten dieser Gruppe richtig als „un ligamento" bezeichnet. Er hat also seine Auffassung aus 1943 hier korrigiert. Ein Nebensack fehlt bei *Oestophora*.

Für die Radula kann auf Ortiz de Zarate (1943: 82, Fig. 10) verwiesen werden, wie auch für eine Abbildung des Kiefers. Seine Angaben wurden bei einem Tier von 5 km nordwestlich von Dancharia (Basses Pyr.) kontroliert, wobei sich nur unbedeutende Abweichungen ergaben. Meine Ergebnisse werden zwischen Klammern angegeben: Radula mit 119 (114) Reihen; neben dem dreispitzigen Hauptzahn 20 (22) Nebenzähne, davon die ersten 11 (± 10) zweispitzig, bei den folgenden spalten sich Haupt- und Nebenspitzen.

Man könnte, *Trissexodon, Mastigophallus* und *Oestophorella* in einer Gattung mit drei Untergattungen zusammenfassen. Damit wäre jedoch wenig gewonnen und ich bleibe daher bei der üblichen Einteilung in Gattungen.

Trissexodon subconstrictus (Souverbie)

Helix subconstricta S. M. Souverbie, 1873. Act. Soc. Lin. de Bordeaux, 29 (sér. 3, vol. 9): 47; 1874. Journ. Conchyl., 22: 317-318, Tf. 10 Fig. 1.

Siehe weiter Souverbie, 1874.

Atenia n. gen.

Typus: *Helix quadrasi* Hidalgo, 1885.

Die Gattung wird dem verstorbenen niederländischen Malakologen D. Aten

gewidmet, der als Erster *A. quadrasi* anatomisch untersucht hat, ohne darüber jedoch etwas veröffentlicht zu haben.

Diagnose: Gehäuse mit zusammenhängendem Mundsaum; von der nahe verwandten Gattung *Protodrepanostoma* Germain durch das flache, nicht eingesenkte Gewinde, durch den die übrigen Umgänge weniger umfassenden letzten Umgang, sowie durch die Skulptur von kurzen Radiallinien verschieden. Genitalapparat ohne Pfeilsack und mit nur einer einfachen Glandula mucosa. Der Hauptzahn der Radula dreispitzig.

Nur eine Art.

Atenia quadrasi (Hidalgo)

(Schale, Tf. 1 Fig. 2; Genitalorgane, Text Fig. 6, 7.)

Helix quadrasi J. G. Hidalgo, 1885. Journ. Conchyl., 33: 193, Tf. 9 Fig. 6. Locus typicus: Tabernes de Valldigna, près de Valence, Espagne.

Schalenabbildungen: Hidalgo, 1885: Tf. 9 Fig. 6. Kobelt, 1899: Tf. 226 Fig. 1446 (Skulptur falsch gezeichnet!).

Die Art wurde nur wenig gesammelt. Sie lebt im östlichen Teil Spaniens. Die Verbreitung lässt sich zur Zeit noch nicht gut feststellen.

Das untersuchte Material stammt von 1 Fundort: Font Grossa, La Riba, Tarragona, Spanien; 2 Tiere, C. Altimira leg., aus Slg. Aten.

Gehäuse scheibenförmig, oben ganz flach, unten mit einem weit offenen Nabel, der etwas mehr als $^{1}/_{3}$ der Gehäuse-Breite einnimmt. Die Mündung ist schmal mondförmig und überragt oben und unten das Gewinde. Der Mundrand ist stark umgeschlagen — nur ganz oben nicht — und gelippt; die Enden sind von einer sehr kräftig entwickelten aufstehenden Parietallamelle verbunden, wodurch die Mündung bei Vorderansicht fast ganz verdeckt wird (nur ganz oben bleibt ein Stück frei). Es sind 4-5 behaarte, durch eine tiefe Naht getrennte Umgänge vorhanden, mit einer Skulptur von kurzen, bis sehr kurzen Radialstreifen; ohne durchgehende Rippchen also! Der letzte Umgang ist regelmässig gerundet. Masse: H. ± 2,2 mm; D. 4,5-5 mm.

Weil die zwei Genitalpräparate, die untersucht werden konnten, bereits auspräpariert waren als ich sie erhielt, konnte die Lage der rechten Ommatophorenretraktor nicht mehr bestimmt werden. Auch ist dadurch unbekannt wo der Retraktormuskel endet.

Am oberen Teil der Vagina ist eine einfache, ungegabelte Glandula mucosa vorhanden, die ein Wenig kürzer als das Receptaculum seminis ist. Ein Pfeilsack fehlt. Die Vagina ist etwa so lang wie das Atrium und sehr viel kürzer als der schlanke Uterushals, der ungefähr die Länge des Receptaculum seminis oder des Penis hat.

Am Ende des Penis ist ein winziges Caecum (rudimentäres Flagellum) vorhanden; im Innern fehlt eine Papille. Der Epiphallus biegt sich kurz nach dem Anfang zwei Mal; diese Schlingen werden von einer Bindegewebehülle zusammengehalten.

Der Mittelzahn der Radula ist dreispitzig, wie — undeutlich — auch die ersten 2 Nebenzähne. Etwa am sechsten Zahn beginnt die Spaltung der Hauptspitze und etwas weiter werden auch die Nebenspitzen zweizackig; es sind hier die zentrifugalen Nebenspitzen gemeint, die anderen sind nach dem zweiten Zahn nicht mehr zu sehen. Weil kein deutliches kompletes Radulapräparat gemacht werden konnte bleibt unbekannt wieviel Randzähne vorhanden sind; es sind mindestens 14.

Die fossile Gattung *Protodrepanostoma* steht *Atenia* wohl nahe; sie hat eine sehr ähnliche Mündung, ist aber sonst deutlich verschieden. *Lindholmiola* Hesse, *Drepanostoma* Porro, und *Helicodonta* Férussac besitzen einen ähnlichen Bau der Genitalorgane. Ein Caecum ist jedoch bei diesen drei Gattungen nicht vorhanden. Die beiden letztgenannten besitzen ausserdem noch eine kleine zweite Glandula mucosa, die bei *Atenia* n. gen. fehlt. Durch das Gehäuse ist *Atenia* n. gen. von den rezenten Helicodontinae isoliert.

Protodrepanostoma Germain, 1929.

Typus (Germain, 1929): *P. plioauriculata* (Sacco).

Protodrepanostoma plioauriculata (Sacco)

Helix (Polygyra) plioauriculata F. Sacco, 1888, Aggiunte alla Fauna malacologica extramarine fossile del Piemonte et della Liguria: 19, Tf. 1 Fig. 1.

Polygyra plioauriculata (Sacco). F. Sacco, 1897, I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria, 22: 66, Tf. 5 Fig. 25.

Siehe weiter Sacco, 1897 und Germain, 1929.

Es gibt bei den Helicodontinae relativ viele monotypische Gattungen. Nach Hesse (1918: 102) macht die Gruppe den Eindruck im Aussterben begriffen zu sein.

Schliesslich soll betont werden, dass die zu den Helicodontinae gerechneten Arten klar in zwei Gruppen gestellt werden können, die m. E. wohl nicht nahe verwandt sind, bzw. vielleicht nicht in einer Subfamilie gehören. Es sind dies die Gattungen *Oestophora, Mastigophallus, Oestophorella, Trissexodon* und ? *Ciliella* Mousson gegenüber *Helicodonta, Drepanostoma, Lindholmiola, Atenia, Soosia* Hesse und? *Caracollina* Beck. Weitere Untersuchungen sind notwendig bevor etwas Endgültiges gesagt werden kann.

Literatur

Crosse, H., 1865. Note sur l'Helix constricta et sur sa distribution géografique en France et en Espagne. — Journ. Conchyl., 13: 369-376.

Gassies, J. B., 1867. Note sur l'animal de l'Helix constricta Boubée. — Journ. Conchyl., 15: 15-17.

GERMAIN, L., 1929. Les Helicidae de la faune française. — Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 13: 1-484.

HIDALGO, J. G., 1885. Description d'une nouvelle espèce d'Helix d'Espagne. — Journ. Conchyl., 33: 193-195, Tf. 9 Fig. 6.

HESSE, P., 1918. Die Subfamilie Helicodontinae. — Nachrbl. dtsch. malak. Ges., 50: 99-110.

——, 1931. Zur Anatomie und Systematik palaearktischer Stylommatophoren. — Zoologica, 31 (1/2) 81: 1-118, Tf. 1-16.

KOBELT, W., 1899. Icon. Land-Süsswasser Moll., N.F. 8: 1-111, Tf. 211-240.

MOQUIN-TANDON, A., 1855. Histoire Naturelle des Mollusques terrestres et fluviatilis de la France, Atlas.

ORTIZ DE ZARATE, A., 1943. Observaciones anatómicas y posición sitemática de varios Helícidos espanoles, 1. — Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat., 41 (1/2): 61-83.

——, 1962. Observaciones anatómicas y posición sistemática de varios Helícidos espanoles, 5, Género Oestophora Hesse, 1907. — Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat., 60: 81-104.

PISBBRY, H. A., 1895. In: G. W. TRYON & H. A. PILSBRY, Manuel of Conchology, 2 (9) 36: 161-366, Tf. 41-71.

SACCO, F., 1897. I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria, 22: 1-149, Tf. 1-10.

SAINT-SIMON, A. DE, 1867. — Journ. Conchyl., 15: 98.

SOUVERBIE, S. M., 1874. Description d'un Helix fossile du Miocène supérieur de Cestas. — Journ. Conchyl., 22: 317-318, Tf. 10 Fig. 1.

WENZ, W., 1923. Gastropoda extramarina tertiara. Fossilium Catalogus. I, 18: 353-736.

ZILCH, A., 1960. Gastropoda, Teil 2 Euthyneura. — Handb. Paläozool., 6 (2) (4): 601-834.

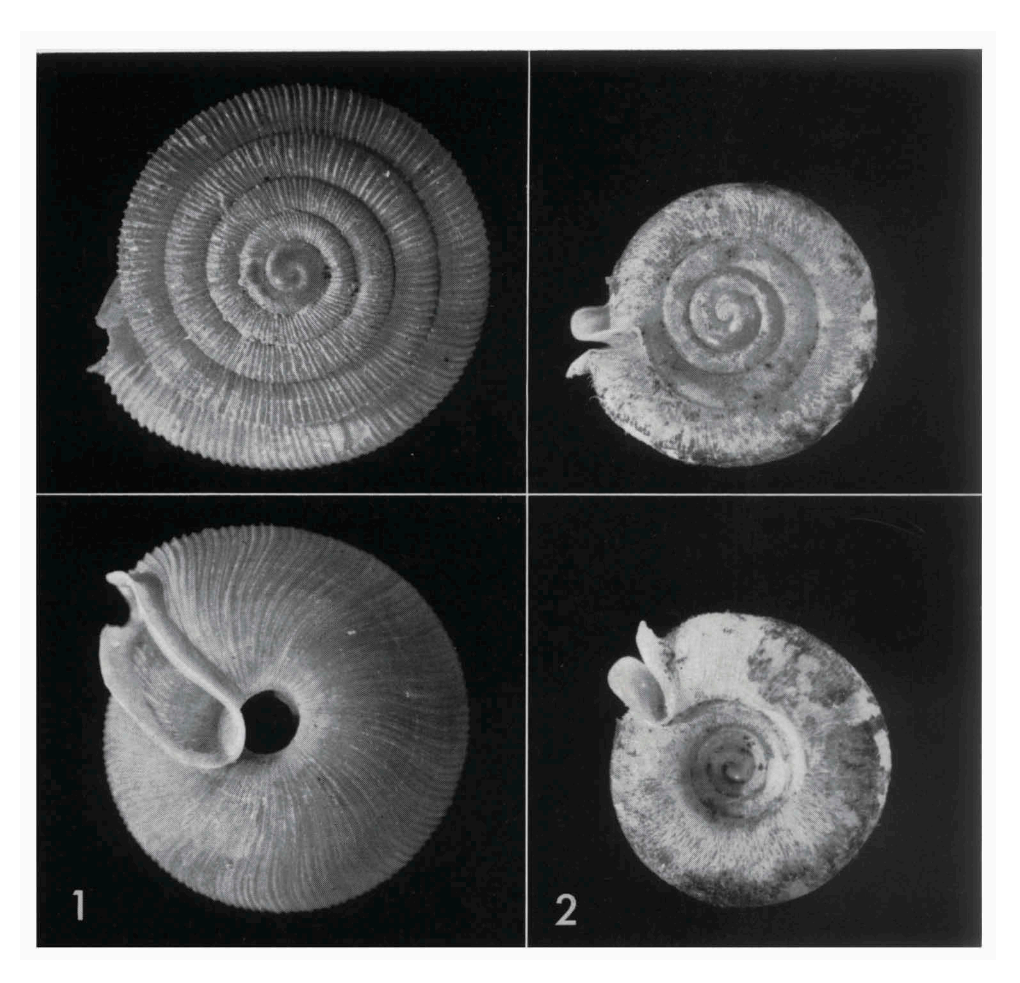


Fig. 1. *Trissexdon constrictus* (Boubée), zwischen Bidarray und Louhossoa rechts der Strasse im Acacia Wald, Basses Pyrénées, Frankreich; K. A. G. de Jong leg.; Slg. de Jong.

Fig. 2. *Atenia quadrasi* (Hidalgo), Font Grossa, La Riba, Tarragona, Spanien; C. Altimira leg.; Slg. R. Mus. N. H., Leiden 53304.

Phot. Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden (Chr. Hoorn). × 8.